

УДК 595.771, 595.775

**ПУТИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ФАУНЫ КРОВОСОСУЩИХ  
НАСЕКОМЫХ СЕВЕРНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ НА ПРИМЕРЕ БЛОХ  
(SIPHONAPTERA), КОМАРОВ СЕМЕЙСТВА CULICIDAE  
И МОШЕК (DIPTERA: SIMULIIDAE)**

© С. Г. Медведев,\* А. В. Халин, С. В. Айбулатов

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034

\* E-mail: smedvedev@zin.ru

Поступила 22.07.2017

Территория Фенноскандии и Северо-Запада европейской части России освободилась от покровного оледенения в позднем плейстоцене и заново осваивалась кровососущими насекомыми на протяжении последних 11 тыс. лет. Источники формирования фауны Северной Палеарктики у таких групп кровососущих насекомых, как блохи (Siphonaptera), комары сем. Culicidae и мошки (Simuliidae), в послеледниковый период были весьма различны. Один из них — фауна древнего Средиземья и Южной Европы, а с другими — фауны северо-востока Китая и Приморья. Последние, в свою очередь, тесно связаны с палеофаунистическими центрами Восточно-Азиатской подобласти Палеарктики и Индо-Малайской области. Кроме того, через Берингию происходило распространение ряда видов и родов блох, кровососущих комаров и мошек из Западно-Американской подобласти Неарктики.

*Ключевые слова:* блохи, кровососущие комары, мошки, фауна, Северная Палеарктика, пути формирования, Siphonaptera, Culicidae, Simuliidae.

Настоящая публикация посвящена путям формирования фауны кровососущих насекомых на примере бескрылых (блохи — Siphonaptera Latreille, 1825) и крылатых форм (комары сем. Culicidae Meigen, 1818 и мошки — Simuliidae Newman, 1834) в Северной Палеарктике. В настоящей публикации под Северной Палеарктикой авторы подразумевают территории Европско-Сибирской подобласти. Основу данной работы составили многолетние исследования фауны и таксономии этих групп кровососущих насекомых по литературным данным, а также анализ их распространения средствами информационно-аналитической системы PARHOST1 (Медведев, Лобанов, 1999).

## ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ КРОВОСОСУЩИХ НАСЕКОМЫХ

Кровососущие насекомые значительно различаются по строению и образу жизни. Представители отряда двукрылых насекомых (Diptera Linnaeus, 1758) — комары сем. Culicidae и мошки Simuliidae — ведут амфибионтный образ жизни: развитие их преимагинальных стадий зависит от условий водной среды, а распространение крылатого имаго — от температуры и влажности воздуха. Взрослые самки этих насекомых — свободноживущие кровососы, большинство видов которых специфичны к отдельным классам теплокровных позвоночных. На преимагинальных стадиях блохи ведут свободноживущий образ жизни, обитая в субстрате гнезда, а их бескрылые имаго — кровососущие эктопаразиты — обитают в гнезде или в шерсти хозяина. Распространение блох в значительной мере определяется микроклиматом гнезда прокормителя.

Особенности экологии влияют на распределение видов кровососущих насекомых по природно-ландшафтным зонам и подзонам Северной Палеарктики. Например, фауна Северо-Запада России насчитывает более 285 видов кровососущих насекомых, в том числе кровососущих комаров — 42 вида, мошек — 78, блох — 41. От общего количества видов фауны России число видов комаров сем. Culicidae фауны Северо-Запада составляет около 40 %, мошек — 30 %, блох — 19 %.

Каждая из рассматриваемых нами групп кровососущих насекомых имеет ряд особенностей в фауне Палеарктики, а также ее связях с другими зоогеографическими областями.

### Блохи (отряд Siphonaptera)

Особенность образа жизни блох обуславливает своеобразие их распространения. Так, представители современной фауны блох на всех континентах паразитируют преимущественно на представителях такого разнообразного и многочисленного отряда, как грызуны (Медведев, 1996; 2000а, б). Грызуны характеризуются норным образом жизни, что позволяет им широко осваивать разнообразные биотопы всех ландшафтно-климатических зон.

Ранее по индексам Жаккара и Чекановского-Сьерренсена были рассчитаны дендрограммы сходства между фаунами зоогеографических областей мира<sup>1</sup> и подобластей Палеарктики (рис. 1, 1, см. вкл.). Они показывают, что наиболее высокий, рассчитанный на уровне родов, индекс общности фаун отмечается между фаунами Палеарктической и Неарктической областей (и. о. 22.3 %), а также Палеарктики и Индо-Малайской области (и. о. 17.4 %). В пределах же самой Палеарктики наиболее близки между собой фауны Центрально-Азиатской и Европейско-Сибирской подоблас-

<sup>1</sup> При анализе распространения видов блох за основу была взята схема деления суши на 7 областей по: Wallace, 1876 (с изменениями). Данная схема деления в целом хорошо согласуется с особенностями распространения блох, а ее выделы характеризуются значительным процентом видового и родового эндемизма (Медведев, 1996).

тей, к ним близка фауна Турано-Иранской подобласти. К данным 3 подобластям примыкает фауна Восточноазиатской подобласти. В свою очередь между собой близки фауны Сахаро-Аравийской и Средиземноморской подобластей (Медведев, 1996, 2013).

Значительная часть видов блох распространена в пределах только одной зоогеографической области. Так, фауна блох Палеарктики насчитывает 921 вид и 594 подвида (рис. 1, 2), принадлежащих к 96 родам из 10 семейств (38 % от числа всех известных видов и родов). Из них 858 видов, или 94 %, являются ее эндемиками (Медведев, 1998а, б). При этом в фауне других зоогеографических областей количество известных видов и родов значительно меньше и приблизительно одинаковое: из Неарктической области известно более 300 видов из 68 родов, Афротропической — более 275 вида из 43 родов, а Неотропической — 289 видов из 55 родов. Еще меньшее число видов и родов отмечено в Индо-Малайской области — 191 вид из 52 родов и Австралийской — 68 видов из 26 родов.

Необходимо учитывать то, что территория Палеарктики исследовалась специалистами различных стран Европы и Азии наиболее активно, что обуславливается необходимостью мониторинга многочисленных очагов чумы. Согласно нашим данным, в конце прошлого—начале текущего века основной прирост количества описаний новых видов блох происходит за счет семейств, свойственных фауне Северного полушария (*Coptosyllidae* и *Vermipsyllidae*) или тяготеющих к нему (*Leptosyllidae*, *Ceratophyllidae* и *Hystriopsyllidae*). При этом значительное число новых видов были обнаружены специалистами из КНР в ходе исследований фауны Центральной и Юго-Восточной Азии (Медведев, 2002). Исходя из анализа данных, можно предположить, что к настоящему времени мировая фауна блох аридных регионов изучена более или менее полно. В будущем также едва ли будут описаны новые виды из лесной зоны и тундры Евразии и Северной Америки. В то же время не исключено обнаружение новых видов из тропических и экваториальных лесов.

Однако столь большой объем фауны Палеарктики может быть обусловлен и определенными особенностями эволюции отряда блох. Анализ распределения видов по 35 зоогеографическим подобластям и провинциям показывает, что большая часть видов современной фауны блох сосредоточена в регионах с умеренным и субтропическим климатом и преобладанием горных ландшафтов. Возможно, что условия обитания в поясе низкогорий и среднегорий создают предпосылки для интенсивного видообразования, обусловленные ландшафтными преградами. Имеющиеся данные позволяют предположить, что освоение блохами мелких млекопитающих — обитателей лесной зоны и тундры, так же как и тропических лесов, вторично. Палеарктическая область — единственная из всех областей, которую в субширотном направлении пересекают горные системы. В других зоогеографических областях они проходят меридионально: как Американские Кордильеры и Анды, так и горные системы Африки и Большой Водораздельный хребет в Австралии. Кроме того, на территории северной части Палеарктики процессы видообразования блох стимулировались чередованием периодов оледенений и межледниковых периодов.

Следует отметить, что среди ареалов родов блох наибольшее число составляют те, которые не являются эндемичными для Палеарктики. На ин-

тенсивность эволюционных процессов, обуславливающих таксономическое разнообразие блох именно на территории Палеарктики, указывает и значительное количество эндемичных родов. В частности, в этой части Евразии обитают представители 43 эндемичных родов блох, что составляет 47 % от всех здесь известных. Для сравнения следует отметить, что от общего числа всех известных родов эндемичные роды в Неотропической области составляют 56 %, в Австралийской — 58, в Афротропической — 60.5, в Индо-Малайской — 42.3, в Неарктической — 36.8 %.

Обширность пространств и зонально-географическое разнообразие Палеарктики обусловило возникновение ряда своеобразных таксонов семейств Ceratophyllidae и Leptopsyllidae. Блохи этих семейств паразитируют на грызунах и зайцеобразных — обитателях степей, полупустынь и пустынь. Фауны блох зоны тундры и тайги, а также лесной зоны достаточно бедны вследствие позднего формирования их фауны грызунов и насекомых. Следствие этого — тот факт, что только на территории Палеарктики на 1 вид хозяина приходится в среднем 1.5 вида блох, тогда как в других зоогеографических областях это соотношение обратное.

Большинство видов (83 %) фауны Палеарктики принадлежит к семействам Hystrichopsyllidae<sup>2</sup>, Ceratophyllidae и Leptopsyllidae. Наибольшее число эндемичных родов и видов семейств Hystrichopsyllidae (инфраотряд Hystrichopsyllomorpha), Ceratophyllidae, Leptopsyllidae и Ischnopsyllidae (инфраотряд Ceratophyllomorpha)<sup>3</sup> отмечается в Центрально- и Восточноазиатских подобластях Палеарктики (Медведев, 1998а). По нашим данным, виды с ареалами, охватывающими ту или иную часть Азии, составляют 87 % (592 вида). Из них доля азиатских эндемиков равна 72 % (517 видов). При этом в Восточноазиатской подобласти представлены 8, или 20 %, эндемичных родов и более 215, или 25 %, эндемичных видов блох фауны Палеарктики. Значительное число (5) эндемичных родов и видов принадлежат к фауне Центрально-Азиатской подобласти. В фауне Турано-Иранской и Средиземноморской подобластей, а также Европейской провинции на долю эндемичных видов приходится от 30 до 40 %.

В распространении представителей блох 3 пуликоморфных (инфраотряд Pulicomorpha) семейств Pulicidae, Coptopsyllidae и Vermipsyllidae, виды которых также представлены в Палеарктике, просматриваются связи фаун Африки и Азии. Так, например, приуроченное в целом к тропикам и субтропикам сем. Pulicidae эндемичных видов в Восточно-Азиатской подобласти не имеет, а в Европейско-Сибирской и Центрально-Азиатской — насчитывает их небольшое число. Наиболее высокая доля эндемичных видов данного семейства в Палеарктике отмечена в Турано-Иранской, Средиземноморской и Сахаро-Аравийской подобластях. В этих же 3 подобластях юго-западной части Палеарктики представлены все виды монотипического сем. Coptopsyllidae. Сем. Vermipsyllidae, объединяющее стационарных и полустационарных паразитов хищных и копытных, имеет голарктический ареал.

<sup>2</sup> Как и ранее (Медведев, 2009б), в настоящей публикации сем. Hystrichopsyllidae рассматривается нами в широком объеме.

<sup>3</sup> Подразделение отряда блох на 4 инфраотряда (Pulicomorpha, Ceratophyllomorpha, Hystrichopsyllomorpha и Pygiopsyllomorpha) нами было предложено ранее (Медведев, 1994, 1998б).



Для семейств Hystrichopsyllidae и Leptopsyllidae характерно некоторое убывание числа эндемичных видов в Центрально-Азиатской подобласти и возрастание их числа в Турано-Иранской. У сем. Hystrichopsyllidae значительное число эндемичных видов наблюдается в Средиземноморской подобласти, тогда как в Сахаро-Аравийской его таксоны почти полностью отсутствуют. Сем. Leptopsyllidae представлено в обеих подобластях, при этом число эндемичных видов этого семейства в Сахаро-Аравийской подобласти выше, чем в Средиземноморской. Для сем. Ceratophyllidae характерно плавное снижение числа эндемичных видов соответственно в порядке: Центрально-Азиатская, Турано-Иранская, Средиземноморская, Сахаро-Аравийская подобласти (Медведев, 1998а, б).

### Кровососущие комары (Diptera: Culicidae)

Кровососущие комары (сем. Culicidae) распространены всесветно, мировая фауна насчитывает более 3.5 тыс. видов (Mosquito Taxonomic Inventory). Различные виды данного семейства обитают на всех континентах земного шара и на многих островах, за исключением заполярных регионов, однако наибольшее видовое разнообразие сем. Culicidae отмечено в Неотропической зоогеографической области, а также в Индо-Малайской и Афротропической областях.

Среди представителей сем. Culicidae наиболее широкими ареалами обладают 2 вида: *Aedes*<sup>4</sup> *vexans* (Meigen, 1830) и *Culex pipiens* Linnaeus, 1758. *Aedes vexans* обнаружен на всех континентах, кроме Южной Америки, Австралии и Антарктиды. Также ареал данного вида охватывает большую часть островов Тихого океана. *Culex pipiens* представлен в мировой фауне несколькими подвидами и экологическими формами, одна из которых, *C. p. pipiens* биотип 'molestus' Forskal, 1775, была завезена в Австралию и, вероятно, в Аргентину. Данный вид широко распространен в Голарктике, более локально — в Афротропической зоогеографической области и отсутствует в Индо-Малайской области. 2 других вида, *Aedes aegypti* (Linnaeus, 1762) и *Culex quinquefasciatus* Say, 1823, распространены повсеместно в тропическом и экваториальном поясах земного шара. Оба этих вида синантропные, были завезены человеком из тропической Африки на другие континенты и острова. Относительно широкое распространение характерно для некоторых видов рода *Culex* Linnaeus, 1758 — *C. bitaeniorhynchus* Giles, 1901; *C. tritaeniorhynchus* Giles, 1901; *C. sitiens* Wiedemann, 1828; *C. theileri* Theobald, 1903 и *C. univittatus* Theobald, 1901, а также *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse, 1894). Ареалы этих видов охватывают многие экваториальные, тропические и субтропические регионы Старого Света. Голарктический тип ареала характерен для многих видов подрода *Ochlerotatus* Lynch Arribálzaga, 1891 рода *Aedes* Meigen, 1818 групп видов 'communis' (15 видов) и 'cantans' (6). Кроме них подобное распростране-

<sup>4</sup> В настоящей публикации авторы используют классификацию Эдвардса (Edwards, 1932) и Вилкерсона с соавт. (Wilkerson et al., 2015), согласно которой таксон *Ochlerotatus* Lynch Arribálzaga, 1891 рассматривается в качестве подрода рода *Aedes* Meigen, 1818. Представления об объеме рода *Aedes* других исследователей [например, Рейнерта (Reinert, 2000; Reinert et al., 2004, 2006, 2008)] были изложены ранее (Халин, Горностаева, 2008).

ние имеют *Aedes (Ochlerotatus) dorsalis* (Meigen, 1830); *A. (Aedes) cinereus* Meigen, 1818; *Culiseta (Culiseta) alaskaensis* (Ludlow, 1906); *C. (Culicella) morsitans* (Theobald, 1901) и *Culex (Neoculex) territans* Walker, 1856.

С целью оценки путей формирования фауны Северной Палеарктики нами проанализированы литературные данные по распространению кровососущих комаров в 17 зоогеографических подобластях Голарктики, Индо-Малайской и Афротропической областей земного шара (Stone, Delfinado, 1973; Knight, Stone, 1977; White, 1980; Ward, 1984, 1992; Minar, 1990; Darsie, Ward, 2005; Becker et al., 2010; Walter Reed Biosystematics Unit).

Анализ данных показал, что в целом фауна Палеарктики (с учетом ее границ согласно рис. 1, 1) насчитывает 19 родов и 385 видов сем. Culicidae, что составляет менее 11 % от мировой фауны семейства. Для Палеарктической области характерно сравнительно небольшое число (по сравнению с другими зоогеографическими областями) эндемичных видов: 161 вид (т. е. около 42 % от фауны кровососущих комаров данного региона). Наиболее близка фауна Палеарктики к таковой Индо-Малайской области (264 общих видов, 69 % от фауны Палеарктической области), в меньшей степени к Афротропической (37 видов) и Неарктике (33 вида) (рис. 2, 1, см. вкл.). По характеру распространения палеарктические виды можно подразделить на несколько групп. Это юго-западно-палеарктические виды (отмечены в Средиземноморской, Сахаро-Аравийской, Ирано-Туранской подобластях, часто также на юге Европейской провинции) и восточно-палеарктические (обитают в Восточно-Азиатской подобласти, при этом нередко имеют большую часть ареала в Индо-Малайской области). Голарктические виды характерны для северных и отчасти центральных регионов Палеарктики и Неарктики, транспалеарктические — для Европейско-Сибирской подобласти (иногда также обитают в Центрально-Азиатской подобласти и Туранской провинции). Отдельную группу составляют эндемики, обнаруженные только в какой-либо одной подобласти Палеарктики.

Две трети видового состава фауны Палеарктики (255 видов, 66 %) распространены в Восточно-Азиатской подобласти. Для этой же подобласти характерен наивысший для Палеарктики уровень видового эндемизма — 29 %, 75 видов. Среди видов-эндемиков преобладают представители номинативных подродов родов *Anopheles* Meigen, 1818 (9 видов) и *Aedes* (4 вида), а также подрода *Finlaya* Theobald, 1903 рода *Aedes* (16 видов). Кроме того, эндемиками Восточно-Азиатской подобласти считаются *Toxorhynchites christophi* (Portschinsky, 1884), *T. towadensis* (Matsumura, 1916) и *T. manicatus* (Edwards, 1921) из трибы Toxorhynchitini Lahille, 1904, а также *Aedes bekkui* Mogi, 1977 и *A. pingpaensis* Chang, 1965 из подрода *Edwardsaedes* Belkin, 1962. К преобладающим по числу видов группам Восточно-Азиатской подобласти следует отнести род *Culex*, подроды *Finlaya*, *Stegomyia* Theobald, 1901 и *Aedes* рода *Aedes*, а также номинативный подрод рода *Anopheles*.

Ареалы многих видов фауны Индо-Малайской области охватывают Восточно-Азиатскую подобласть, не захватывая другие подобласти Палеарктики. К таким видам относятся представители родов *Tripteroides* Giles, 1904 [например, *T. bambusa* (Yamada, 1917)] из трибы Sabethini Blanchard, 1905, виды родов *Armigeres* Theobald, 1901 [*A. subalbatus* (Coquillett, 1898)] и *Heizmannia* Ludlow, 1905 (*H. lii* Wu, 1936) из трибы Aedini Neveu-Lemai-

re, 1902. Подобное распространение характерно для видов рода *Lutzia* Theobald, 1903 и *Verrallina* Theobald, 1903, а также подродов *Culiciomyia* Theobald, 1907; *Eumelanomyia* Theobald, 1909; *Lophoceraomyia* Theobald, 1905 рода *Culex*, подрода *Neomelaniconion* Newstead, 1907 рода *Aedes*, подрода *Mansonioides* Theobald, 1907 рода *Mansonia* Blanchard, 1901 и номинативного подрода рода *Uranotaenia* Lynch Arribalzaga, 1891.

Фауна Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики включает 85 видов, из которых 14 эндемичные (16 % от общего числа видов фауны подобласти). Большинство видов Европейско-Сибирской подобласти (80 видов) отмечено на территории Европейской провинции, в фауне Сибирской провинции в настоящее время известно 48 видов. Преобладают по числу видов в Европейско-Сибирской подобласти подроды *Ochlerotatus* (36 видов) и *Aedes* (7 видов) рода *Aedes*, а также род *Culiseta* Felt, 1904 (10 видов). 24 вида фауны Европейско-Сибирской подобласти имеют в целом гюларктические ареалы.

Фауна Средиземноморской подобласти насчитывает 76 видов сем. Culicidae, из которых 11 эндемичны для подобласти (14 % от общего числа видов). В Западно-Средиземноморской провинции обнаружено 65 видов (из них эндемичные виды составляют 10 %), в Восточно-Средиземноморской — 64 вида (эндемичные — 5 %). В Средиземноморской подобласти представлены большим числом видов роды *Anopheles* (21 вид), *Culex* (24 вида) и *Aedes* (23 вида). Номинативный подрод рода *Culex* в фауне подобласти насчитывает 14 видов (2 из которых эндемики), подрод *Neoculex* Dyar, 1905 — 5 видов. Из 23 видов рода *Aedes* 7 относятся к группе видов 'caspius' подрода *Ochlerotatus*, 5 принадлежат к подроду *Finlaya*, 4 — к подроду *Rusticoides* Shevchenko et Prudkina, 1973 (из них 2 эндемичные). Род *Culiseta* в Средиземноморской подобласти представлен 7-ю видами, *Coquillettidia* Dyar, 1905 — 2, *Orthopodomyia* Theobald, 1904 и *Uranotaenia* — по 1 виду каждый.

Видовой состав кровососущих комаров Сахаро-Аравийской подобласти насчитывает 61 представителя сем. Culicidae, многие из которых обнаружены также и на территории Средиземноморской подобласти. В фауне Сахаро-Аравийской подобласти найдено только 3 эндемичных вида (5 % от фауны подобласти). Особенно многочислен в Сахаро-Аравийской подобласти по числу видов подрод *Cellia* Theobald, 1902 рода *Anopheles*, который насчитывает здесь 14 видов, а также род *Culex*. Его номинативный подрод представлен в фауне Сахаро-Аравийской подобласти 12-ю видами, подрод *Neoculex* — 4, подрод *Maillotia* Theobald, 1907 — 2.

Фауна Ирано-Туранской подобласти представлена 74 видами семейства, из которых 4 (5 % от видового состава подобласти) — эндемики Туранской провинции. В Иранской провинции виды-эндемики не обнаружены. Фауна Туранской провинции, насчитывающая 58 видов, несколько богаче Иранской (49 видов). В Ирано-Туранской подобласти род *Anopheles* насчитывает 25 видов, при этом подрод *Cellia* преобладает по числу видов в Иранской провинции (12 видов), тогда как в Туранской провинции известно только 4 вида. Род *Culex* в данной подобласти представлен 17-ю видами, из которых 10 видов относится к подроду *Culex*, 3 — *Neoculex*, 2 — *Barraudius* Edwards, 1921 и 2 — *Maillotia*. Фауна рода *Aedes* Ирано-Туранской подобласти насчитывает 26 видов, 25 из которых распространено

в Туранской провинции. Среди них преобладает по числу видов подрод *Ochlerotatus* (19 видов).

Фауна сем. Culicidae Центрально-Азиатской подобласти, вероятно, недостаточно изучена. К настоящему времени видовой состав подобласти включает 29 видов, из них 14 относятся к подроду *Ochlerotatus* рода *Aedes*. Эндемики для подобласти не обнаружены.

В фауне комаров сем. Culicidae Палеарктики не отмечены эндемичные роды. Из групп подродового ранга следует отметить лишь 1 эндемичный подрод — *Insulalutzia* Tanaka, 2003, включающий единственный вид *Lutzia shinonagai* (Tanaka, Mizusawa and Saugstad, 1979). Кроме того, в номинативном подроде рода *Aedes*, включающем 12 видов, 11 — эндемичны для Палеарктики, 1 вид — *Aedes cinereus* Meigen, 1818 — обнаружен также и на территории Неарктики. Кроме того, характерен для Палеарктики подрод *Rusticoides*, включающий 9 видов, которые ранее рассматривались в качестве группы видов ‘*rusticus*’ подрода *Ochlerotatus* (Гуцевич и др., 1970). 2 вида подрода *Rusticoides* [*Aedes bicristatus* Thurman et Winkler, 1950 и *A. provocans* (Walker, 1848)] обнаружены на территории Неарктики. В небольшом подроде *Edwardsaedes* рода *Aedes* 2 вида — эндемики Восточно-Азиатской подобласти, а 3-й вид также распространен и в Индо-Малайской области. Значительным числом видов представлены в Палеарктике такие всесветно распространенные группы, как подрод *Ochlerotatus* (47 видов) рода *Aedes* и род *Culiseta* (14 видов). Остальные роды и подроды семейства по разнообразию значительно уступают тропической фауне.

Фауна Неарктики представлена 170-ю видами сем. Culicidae (менее 5 % от мировой фауны), из которых 54 (около 31 %) эндемичны для области. В целом по таксономическому разнообразию фауна данного региона значительно беднее Палеарктики. У Неарктической области с Нетропической областью 91 вид общие, т. е. обитают в обоих зоогеографических областях; с Палеарктической областью таких видов 33. Наибольшее разнообразие кровососущих комаров отмечено в южных регионах Неарктики: фауна Западно-Американской подобласти насчитывает 127 видов, Восточно-Американской — 118, в Канадской подобласти отмечен лишь 61 вид сем. Culicidae.

Фауна сем. Culicidae Индо-Малайской области насчитывает около 800 видов (более 22 % от мировой фауны), причем 500 видов (62.5 %) эндемичны для области. Остальные виды заходят в южную часть Палеарктики (Восточно-Азиатскую и Ирано-Туранскую подобласти — 264 вида) и Австралийскую область (Папуасскую подобласть, Океанию — 74 вида). 23 вида обитают как в Индо-Малайской, так и в Афротропической областях, большинство из них (21 вид) также распространены и в Палеарктике.

Фауна сем. Culicidae в Афротропической области насчитывает свыше 620 видов (более 17 % от мировой фауны), несколько уступая по таксономическому разнообразию фауне Индо-Малайской области. В то же время фауна Афротропической области в значительной степени своеобразна, т. к. 584 вида (94 %) эндемичны для области. Ареалы 37 видов сем. Culicidae охватывают не только северную часть Восточно-Африканской подобласти, но и юг Палеарктики (Сахаро-Аравийскую, Средиземноморскую и Ирано-Туранскую подобласти).



## Мошки (Diptera: Simuliidae)

Мошки (сем. Simuliidae) распространены всесветно, мировая фауна насчитывает более 2.2 тыс. видов (Adler, Crosskey, 2017). Различные виды данного семейства обитают на всех континентах земного шара и многих островах, за исключением Арктики и Антарктики высоких широт, а также засушливых пустынь (Crosskey, 1990), однако наибольшее видовое разнообразие сем. Simuliidae отмечено в Палеарктике, а также в Индо-Малайской и Афротропической областях.

Среди представителей сем. Simuliidae наиболее широкими ареалами обладают виды, ареалы которых занимают практически всю Палеарктику, как например, *Odagmia ornata* (Meigen, 1818), а также виды, ареалы которых включают весь север Голарктики, как например, *Simulium turmanum* Enderlein, 1935 вида. С целью оценки путей формирования фауны Северной Палеарктики нами проанализированы литературные данные по распространению 2204 видов мошек в 17 зоогеографических подобластях Голарктики, Индо-Малайской и Афротропической областей земного шара (Рубцов, 1956; Патрушева, 1982; Crosskey, 1990; Adler, Crosskey, 2017).

Анализ данных показал, что в целом фауна Палеарктики насчитывает 35 родов и 729 видов сем. Simuliidae, что составляет 40.5 % от мировой фауны семейства (рис. 2, 2). Для Палеарктической области характерно большое число (по сравнению с другими зоогеографическими областями) эндемичных видов: 703 вида (т. е. более 90 % от фауны мошек данного региона). Наиболее близка фауна Палеарктики к таковой Индо-Малайской области (40 общих видов), в меньшей степени к Афротропической (10) и Неарктике (32).

Около половины видового состава фауны мошек Палеарктики (362 вида) распространены в Европейско-Сибирской подобласти, причем 70 % из них (252 вида) отмечены в Европейской провинции. В Восточно-Азиатской подобласти отмечено 220 видов (30 % от фауны Палеарктики), фауны остальных подобластей Палеарктики уступают по видовому разнообразию: Ирано-Туранская — 168 видов, Центрально-Азиатская — 158, Средиземноморская — 100, Сахаро-Аравийская — 31 вид.

Для фауны мошек Палеарктики отмечено 9 эндемичных родов. При этом ими являются как представители архаичного подсем. Prosimuliinae, так и рода, входящего в подсем. Simuliinae. При этом виды родов *Boophthora* Enderlein, 1921, *Obuchovia* Rubzov, 1947 и *Tetisimulium* Rubzov, 1963 широко распределены по территории Палеарктики. Однако распространение двух последних родов никогда не связано с самыми северными (тундровыми и таежными частями) Палеарктики. Также большинство видов этих родов не встречаются в Восточно-Азиатской подобласти, что, возможно, связано с избеганием муссонных климатов. Виды рода *Sulcicnephia* Rubzov, 1971 широко распределены по территории восточной, азиатской части Палеарктики и не встречаются на территории Европы и Северной Африки. Распространение всех 5 видов рода *Phoretodagmia* Rubzov, 1972 ограничено лишь горами Центральной Азии. Все 3 вида рода *Levitinia* Chubareva et Petrova, 1981 распространены в горах Центральной Азии и в Сирии. Роды *Rubzovia* Petrova, 1983 (5 видов) и *Cleitosimulium* Seguy et

Dorier, 1936 (4 вида) распространены в Средиземноморской и Европейско-Сибирской и Центрально-Азиатской подобластях. Виды рода *Paragnus* Rubzov et Yankovsky, 1982 (3 вида) обитают только на территории Европы.

Фауна мошек Неарктики представлена 270 видами сем. Simuliidae (более 12 % от мировой фауны), из которых 200 (около 74 %) эндемичны для области. В целом по таксономическому разнообразию фауна данного региона значительно беднее Палеарктики. У Неарктической области 32 общих вида с Палеарктикой. Наибольшее разнообразие мошек отмечено в южных регионах Неарктики. Также есть 18 общих с Палеарктикой родов. При этом большинство из них (14 родов) имеют голарктическое распространение и за пределами этих двух областей не встречаются. Виды данных родов составляют основу фауны как севера Палеарктики, так и севера Неарктики. Род *Byssodon* Enderlein, 1925 имеет голарктическо-афротропическое распространение, род *Eusimulium* Rouband, 1906 — голарктическо-неотропическое, а роды *Cnetha* Enderlein, 1925 и *Archesimulium* Rubzov et Yankovsky, 1982 помимо Голарктики встречаются и в Индо-Малайской области.

Фауна мошек Индо-Малайской области насчитывает 413 видов (более 18 % от мировой фауны), причем 363 вида (88 %) эндемичны для области. Остальные виды заходят в южную часть Палеарктики (Восточно-Азиатскую и Иранскую подобласти — 40 видов) и Австралийскую область. Также есть 5 общих с Палеарктикой родов. Три из них имеют распространение, ограниченное лишь этими двумя областями, а два, как указано выше, встречаются также и в Неарктике.

Фауна сем. Simuliidae Афротропической области насчитывает 231 вид (более 10 % от мировой фауны), уступая по таксономическому разнообразию фаунам всех ранее перечисленных областей. В то же время фауна Афротропической области в значительной степени своеобразна, так как 211 видов (91 %) эндемичны для этой области. Ареалы 5 видов мошек охватывают не только северную часть Афротропической области, но и юг Палеарктики (Сахаро-Аравийскую и Средиземноморскую подобласти). Также есть 2 рода, общих с Палеарктикой. Один из них, как было указано выше, распространен и в Неарктике, а род *Nevermannia* Enderlein, 1921 имеет афротропическо-палеарктическое происхождение.

#### ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЦЕНТРЫ КРОВОСОСУЩИХ НАСЕКОМЫХ ЕВРАЗИИ

##### Разделение Европейской и Азиатских плит

Исходя из современных палеогеографических реконструкций (Scotese, Golonka, 1993; Scotese, 2010), можно предположить, что более 65—80 млн лет назад Европейская плита была отделена от Азии. Древнее Средиземное море, или Тетис, охватывает в верхнемеловом и палеогеновом периодах Южную Европу, Северную Африку, Переднюю, Среднюю и Центральную Азию, а Тургайский пролив отделяет европейскую и азиатскую континентальные плиты.

В современном распространении видов и родов блох в Северной части Палеарктики хорошо видны следствия этого разделения Евразии в прошлом. Вероятно, этим обстоятельством объясняется тот факт, что в западной и восточной частях России распространено приблизительно равное число видов и родов блох. В частности, в европейской части России и на Кавказе, а также в Западной Сибири обитают 84 вида (41 роду 7 семейств), в восточной части страны — 78 видов из 42 родов 6 семейств (Медведев, 2013).

Наличие большего числа эндемичных видов родов *Palaeopsylla*<sup>5</sup> и *Ctenophthalmus* (Hystrihopsyllidae) как в европейской, так и в азиатской частях Палеарктики может быть объяснено единством европейской и азиатской континентальных плит в конце мелового периода и их последующей изоляцией на протяжении длительного периода Палеогена. Современный ареал паразитов насекомых — блох рода *Palaeopsylla* охватывает Палеарктическую и Индо-Малайскую области. В настоящее время известно 50 видов этого рода, из которых половина (25 видов) распространена в Восточно-Азиатской подобласти, где, таким образом, расположен 1-й центр видового разнообразия этого рода. При этом имеется и 2-й, обособленный от 1-го, западнопалеарктический центр видового разнообразия данного рода. Так, в Европейской провинции 12 из 16 видов рода *Palaeopsylla* — эндемичные, а в Средиземноморской — 6 из 10 видов. В фауне прилегающей к ним Турано-Иранской провинции представлены только 2 эндемичных вида, а в Сибирской провинции эндемичные виды рода *Palaeopsylla* отсутствуют. Таким образом, род *Palaeopsylla*, с одной стороны, имеет транспалеарктический ареал, а с другой — 2 разобщенных центра видового разнообразия, что свидетельствует о наличии изолирующих преград в прошлом.

Другой крупнейший род блох *Ctenophthalmus* имеет обширный голарктическо-афротропическо-неотропический ареал. Этот род блох насчитывает более 150 видов и 120 подвигов, относящихся к 15 под родам. Виды рода *Ctenophthalmus* также паразитируют на землеройках и кротах, но большинство видов этого рода известны как паразиты широкого круга мышевых, хомяковых и наземных беличьих. Судя также по распределению общего числа видов и эндемичных среди них, эволюция рода *Ctenophthalmus* в Палеарктике была связана с ее европейско-средиземноморской частью. Здесь представлено около 80 видов, при этом 52 вида распространены на территории Европейской провинции (28 из них эндемичные), а 28 (15 эндемиков) — в Средиземноморской. Кроме того, 22 вида (из них 12 эндемики) известны в Турано-Иранской подобласти. В то же время из Сибирской провинции известны только 6 видов, характеризующихся широкими ареалами.

2-й центр таксономического разнообразия рода *Ctenophthalmus* расположен в Восточной части Палеарктики. Здесь распространено 20 видов под рода *Sinoctenophthalmus*, из которых 19 — эндемики Восточно-Азиат-

---

<sup>5</sup> Находки двух видов рода *Palaeopsylla* (Dampf, 1911; Peus, 1968) в балтийском янтаре, датированном эоценом и олигоценом, свидетельствуют, что в начале кайнозоя — в период возникновения современных отрядов млекопитающих — представители отряда блох уже имели современный облик и все признаки морфологической специализации.

ской подобласти (только 1 вид обнаружен в Центрально-Азиатской подобласти). За пределами Палеарктики род *Ctenophthalmus* в фауне Афротропической области насчитывает 50 видов, выделяемых в эндемичные подроды. Фауна Неарктической и Неотропической областей значительно меньше (3—4 вида в каждой), однако виды Нового Света принадлежат отдельным под родам *Alloctenus* и *Nearctoctenophthalmus*.

Как уже было отмечено ранее, у кровососущих комаров 1-й центр таксономического разнообразия (Восточно-Азиатская подобласть, связанная с Индо-Малайской областью) более ярко выражен, чем 2-й (Средиземноморская подобласть). Восточно-Азиатская подобласть многократно превосходит Средиземноморскую как по видовому разнообразию (255 видов против 76), так и по числу эндемиков (75 против 11) (рис. 2, 1). Тем не менее фауна сем. Culicidae Европейской провинции (80 видов) существенно богаче таковой как Сибирской провинции (48), так и Центрально-Азиатской подобласти (29). Таким образом, влияние на формирование фауны Северной Палеарктики Средиземноморского центра оказалось более существенным. Так, 30 видов из 7 родов отмечены в Европейской провинции и Средиземноморской подобласти, но отсутствуют в Сибирской провинции. Из них 9 видов принадлежат роду *Anopheles*, 2 — подроду *Finlaya*, 3 — подроду *Ochlerotatus*, 2 — подроду *Rusticoides* рода *Aedes*, 2 — подроду *Culex*, 1 — подроду *Maillotia* рода *Culex*, 1 — подроду *Allotheobaldia*, 4 — подроду *Culiseta*, 2 — подроду *Culicella* рода *Culiseta*, 2 — роду *Cockquilletidia*, 1 — роду *Orthopodomyia* и 1 — роду *Uranotaenia*. Вместе с тем только 4 вида (3 вида номинативного подрода рода *Aedes*, 1 — рода *Culex*) распространены в Сибирской провинции и Восточно-Азиатской подобласти, но отсутствуют в Европейской провинции.

В фауне мошек Палеарктики доминируют 2 центра разнообразия: Восточно-Азиатская подобласть, из которой отмечено 220 видов семейства, и Европейско-Сибирская подобласть, из Европейской провинции которой известно 254 вида мошек, а из Сибирской — 173. Возможно, что на разнообразии видов мошек в европейской части, так же как и в случае с сем. Culicidae, оказала влияние Средиземноморская подобласть.

### Плейстоценовое оледенение

В плейстоцене начинается оледенение, захватывающее значительную часть Евразии и Северной Америки. Это, возможно, привело к исчезновению большей части фауны блох Евразии и Северной Америки. На территориях этих континентов, не подвергшихся оледенению, в Восточно-Азиатской и в части Западно-Американской подобластей сохраняются остатки доледниковой фауны блох Евразии, которые послужили основой для расселения видов в послеледниковый период.

Влияние Восточно-Азиатского палеофаунистического центра на формирование фауны Северной Палеарктики можно проследить на примере распространения паразитов наземных беличьих, а также мышиных и полевок — блох рода *Neopsylla*, имеющего обширный голарктическо-индомалайский ареал, в основном приуроченный к горным системам южной части Азии. Для него нельзя указать 2 равнозначных по объему центров



видового разнообразия и при этом характерно убывание числа видов к западу Палеарктики. Так, из 48 видов рода *Neopsylla* в Восточно-Азиатской подобласти известно 30 видов (15 из них эндемичные), в Центрально-Азиатской — 23 (из них 6 — эндемики), Турано-Иранской — 7 (из них 1 эндемик), в Сибирской провинции — 8 (эндемичные виды отсутствуют) (Медведев, 1998б). В Европейской провинции род *Neopsylla* известен только по 2 политипическим видам, представлен 2—5 подвидами. Так, у *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 широкий европейско-сибирско-турано-ирано-центрально-восточноазиатский ареал, а у *N. setosa* (Wagner, 1898) — европейско-сибирско-турано-центрально-восточноазиатский.

Кроме видов рода *Neopsylla*, голарктическо-индо-малайские ареалы имеют также паразиты землеройковых — род *Doratopsylla*, а также паразиты зимующих летучих мышей — род *Nycteridopsylla*.

Роль Индо-Малайской области в формировании фауны кровососущих комаров Палеарктики продемонстрирована выше на примере наличия с Восточно-Азиатской подобластью большого числа общих групп. Ниже будут рассмотрены некоторые особенности фауны Индо-Малайской области, оказавшие влияние на заселение обширных территорий Палеарктики после плейстоценового оледенения.

Центром видового разнообразия кровососущих комаров Индо-Малайской области следует считать Малайскую подобласть: ее фауна включает 538 видов, 280 из которых (52 %) — эндемики. Индийская и Индокитайская подобласти значительно уступают ей по разнообразию (319 и 321 вид соответственно; эндемизм 29 и 21 %).

В качестве субэндемичных групп Индо-Малайской области следует отметить 2 рода трибы Sabethini: *Tripteroides* Giles, 1904 (49 видов, 2 проникают в Палеарктику) и *Topomyia* Leicester, 1908 (30 видов, 1 — в Палеарктике); из трибы Aedini — 4 рода: *Armigeres* (40 видов, 9 заходят в Палеарктику, 2 — в Австралийскую область), *Heizmannia* (27 видов, 9 заходят в Палеарктику). 2 рода — *Udaya* Thurman, 1954 (3 вида) и *Zeugomyia* Leicester, 1908 (4 вида) — эндемики Индо-Малайской области. Из трибы Culicini следует отметить высокое разнообразие родов *Aedes*, *Culex* и *Uranotaenia* и эндемизм ряда подродов (например, *Paraedes* Edwards, 1934, *Indusius* Edwards, 1934, *Ayurakitia* Thurman, 1954, *Alanstonea* Mattingly, 1960, *Acalleoemyia* Leicester, 1908). Весьма разнообразен еще один подрод рода *Culex* — *Lophoceraomyia* (56 видов, 12 проникают в Палеарктику, 1 — в Австралийскую область).

Приведенные данные показывают, что отдельные виды субэндемичных групп Индо-Малайской области проникают главным образом в Палеарктику, реже — в Австралийскую область. Возможно, отчасти это объясняется тем, что четкой географической границы, изолирующей в восточной части Палеарктику от Индо-Малайской области, не существует. В результате некоторые виды кровососущих комаров могут проникать в южную часть Восточно-Азиатской подобласти, однако дальнейшее их продвижение на север (в Сибирскую провинцию) затруднено из-за холодных климатических особенностей региона.

В целом фауна кровососущих комаров Палеарктики по сравнению с таковой Индо-Малайской зоогеографической области заметно уступает ей как по видовому, так и по родовому разнообразию. Так, видовой состав

сем. Culicidae Индо-Малайской области более чем в 2 раза превосходит таковой Палеарктики. Как уже было отмечено выше, фауна сем. Culicidae Палеарктики наиболее близка именно к фауне Индо-Малайской области. Все 19 родов и 264 вида (т. е. две трети) сем. Culicidae фауны Палеарктики представлены в Индо-Малайской области. Число общих видов с фаунами Афротропической области (37 видов) и Неарктики (33 вида) заметно меньше. Общие для фаун Палеарктической и Афротропической областей лишь 14 родов (74 % от общего числа палеарктических родов) и 37 видов (менее 10 %). Общие виды фаун двух последних областей относятся главным образом к подроду *Cellia* рода *Anopheles* и к номинативному подроду рода *Culex*. В Неарктике распространены представители 9 родов (47 %) и 32 видов (8 %), присущих фауне Палеарктической области. Большинство из них принадлежит к подроду *Ochlerotatus* рода *Aedes*.

Фауна мошек Восточно-Азиатской подобласти сильно связана с фауной Индо-Малайской области, доказательство чего — как большое количество видов в первой, так и наличие общих видов. Однако, учитывая горное распространение многих видов семейства, вполне объяснимо также и наличие общих видов между Индо-Малайской подобластью, с одной стороны, и Ирано-Туранской и Центрально-Азиатской подобластями, с другой.

#### Берингийский мост

Роль Берингийского моста в формировании фауны Северной Палеарктики может быть показана на примере ареалов ряда видов блох. Многие из них приурочены к определенному ландшафту, где они используют в качестве прокормителей различных млекопитающих, ведущих сходный образ жизни. Голарктические ареалы имеют в общей сложности 28 видов и 15 подвидов из 18 родов, принадлежащих 4 семействам блох. В наибольшей мере такие ареалы характерны для представителей сем. Ceratophyllidae. В частности, это паразиты грызунов и птиц — 19 видов из родов: *Amalaraeus*, *Amphalius*, *Ceratophyllus*, *Margopsylla*, *Megabothris*, *Mioctenopsylla*, *Oropsylla* и *Tarsopsylla*. Кроме того, голарктические ареалы также у паразитов грызунов 6 видов сем. Leptopsyllidae. Это виды 4 родов *Amphipsylla*, *Ctenophyllus*, *Ornithophaga* и *Peromyscopsylla*. Из представителей сем. Hystrihopsyllidae голарктический ареал имеет только паразит полевков — *Catallagia dacenkoi* Ioff, 1940, а из сем. Vermipsyllidae — паразит медведей *Chaetopsylla* (*Arctopsylla*) *tuberculaticaps* (Bezzi, 1890).

Голарктические ареалы имеют также роды *Nearctopsylla*, *Rhadinopsylla* и *Stenoponia* из сем. Hystrihopsyllidae. Активность их имаго приурочена к холодному времени года, что, возможно, свидетельствует об их северном происхождении и возможности распространения по Берингийскому мосту.

Роль Берингийского моста в формировании фауны кровососущих комаров Северной Палеарктики прослеживается на распространении видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*, характерных для Неарктической области. Несмотря на то что по таксономическому разнообразию фауна Неарктики значительно беднее Палеарктики, подрод *Ochlerotatus* рода *Aedes* характеризуется максимальным видовым разнообразием именно в Неарк-

тической области. Так, на территории Неарктики известно 65 видов иодрода *Ochlerotatus*, из которых 26 эндемичные для области (40 %), а в фауне Палеарктики отмечено лишь 50 видов данного иодрода, из которых 24 вида-эндемика (48 %). О тесной связи с Неарктикой свидетельствуют голарктические ареалы 23 видов рода *Aedes* (из них 22 — иодрода *Ochlerotatus*), 2 рода *Culiseta* и 1 вида рода *Culex*. Помимо этого, роль Берингийского моста в формировании фауны Северной Палеарктики демонстрирует распространение видов *Aedes (Ochlerotatus) fitchii* (Felt et Young, 1904) и *A. (O:) implicatus* Vockeroth, 1954. Оба этих вида широко распространены в Северной Америке, откуда ироникли на Дальний Восток России.

Как уже было отмечено, основу для фауны мошек севера Палеарктики составляют виды голарктических родов. И хотя количество голарктических видов невелико (32 вида), большинство из них (29 видов) сконцентрировано именно в сибирской части Европеейско-Сибирской иодобласти, что объясняется берингийскими контактами. Данные виды относятся к родам: *Helodon* Enderlein, 1921 (2 вида), *Prosimulium* Rouband, 1906 (1), *Cnephia* Enderlein, 1921 (1), *Metacnephia* Croskey, 1969 (3), *Stegopterna* Enderlein, 1930 (3), *Boreosimulium* Rubzov et Yankovsky, 1982 (2), *Hellichiella* Rivosecchi et Cardinali, 1975 (1), *Byssodon* (1), *Cnetha* (3), *Schoenbaueria* Enderlein, 1921 (3), *Argentisimulium* Rubzov et Yankovsky, 1982 (1), *Archesimulium* (2), *Simulium* Latreille, 1802 (6).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Источниками формирования фауны блох, кровососущих комаров и мошек на территории Северной Палеарктики были, с одной стороны, фауна древнего Средиземья и Южной Евроиы, с другой — фауны северо-востока Китая и Приморья. Последние в свою очередь тесно связаны с иалеофаунистическими центрами Восточно-Азиатской иодобласти Палеарктики и Индо-Малайской области. Кроме того, через Берингию ироисходило расширение блох, кровососущих комаров и мошек из Заиадно-Американской иодобласти Неарктики.

Для видов отряда блох значительную роль имела фауна именно Восточно-Азиатской иодобласти, тогда как для теилолюбивых кровососущих комаров центр таксономического разнообразия расиоложен еще южнее — на территории Индо-Малайской области. Для мошек значительную роль имела и Индо-Малайская область, и Неарктика.

Роль Европеейского иалеофаунистического центра в формировании фауны как блох, так и кровососущих комаров, много скромнее. Блохи иредставлены эндемичными видами отдельных родов (*Palaeopsylla* и *Ctenophthalmus*), кровососущие комары — 4 видами иодрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*, 2 — иодрода *Rusticoidus*, 1 — рода *Culex*, 1 — *Culiseta*.

Освоение территории Северной Палеарктики мошками ироисходило иначе, что обусловлено обитанием иреимагинальных фаз в холодных водотоках. Таким образом, мошки могли населять ириледниковые водотоки, благодаря чему в Северной Палеарктике сформировалась своя фауна эндемичных видов.

Следует отметить, что циклические оледенения затрагивали Северную Евразию в различной мере. Территория Фенноскандии и Северо-Запада европейской части России освободилась от покровного оледенения только в позднем плейстоцене, и эта территория заново осваивалась кровососущими насекомыми на протяжении последних 11 тыс. лет. Для остальной территории Русской равнины и Сибири были более характерны полукровное и островное оледенения. Общая особенность большинства видов блох, мошек и кровососущих комаров, обитающих в северной части Палеарктики, — трансконтинентальные ареалы, которые охватывают значительную часть Палеарктики и даже Голарктики. Так, например, представители 4 семейств насекомых комплекса гнуса, а также блохи фауны Северо-Запада России имеют 12 основных типов ареалов, среди которых преобладают широкие ареалы, охватывающие значительную часть Голарктики и Палеарктики. Ареалы голарктического типа имеют 20 %, или 57 видов, транспалеарктические — 28 %, или 82 вида, западно-центральнопалеарктические — 17 %, или 49 видов, западнопалеарктические — 25 %, или 73 вида (Медведев, 2009а).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20). Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 15-29-02457 офи\_м).

#### Список литературы

- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. 1970. Комары, семейство Culicidae. Л.: Наука. 384 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. 3 (4)).
- Медведев С. Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 73 (1) : 22—43.
- Медведев С. Г. 1996. Географическое распространение семейств блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 75 (4): 815—833.
- Медведев С. Г. 1998а. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомологическое обозрение. 77 (4) : 916—934.
- Медведев С. Г. 1998б. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) Палеарктики. Энтомологическое обозрение. 77 (2): 295—314.
- Медведев С. Г. 2000а. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. I. Энтомологическое обозрение. 79 (2): 341—374.
- Медведев С. Г. 2000б. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. II. Энтомологическое обозрение. 79 (4): 812—830.
- Медведев С. Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйинных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение. 81 (3) : 737—753.
- Медведев С. Г. 2009а. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов. Энтомологическое обозрение. 88 (1): 83—98.
- Медведев С. Г. 2009б. Классификация семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystri-chopsyllidae (пятая часть). Энтомологическое обозрение. 88 (3): 693—711.
- Медведев С. Г. 2013. Палеарктические центры таксономического разнообразия отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 92 (3): 684—702.
- Медведев С. Г., Лобанов А. Л. 1999. Информационно-аналитическая система по мировой фауне блох (Siphonaptera) (итоги и перспективы развития). Энтомологическое обозрение. 78 (3) : 732—748.



- Патрушева В. Д. 1982. Мошки Сибири и Дальнего Востока (аннотированный каталог-справочник видов). Новосибирск. 321 с.
- Рубцов И. А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР. Т. 6. вып. 6, 2-е изд. Л. 860 с.
- Халин А. В., Горностаева Р. М. 2008. К таксономическому составу кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) мировой фауны и фауны России (Критический обзор). Паразитология. 42 (5): 360—381.
- Adler P. H., Crosskey R. W. 2017. World black flies (Diptera: Simuliidae): a comprehensive revision of the taxonomic and geographical inventory. Режим доступа: <http://www.clemson.edu/cafls/biomia/pdfs/blackflyinventory.pdf>.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Second Edition. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 608 p.
- Crosskey R. W. 1990. The natural history of blackflies. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & sons. 610 p.
- Dampf A. 1911 (1910). *Palaeopsylla klebsiana* n. sp., eine fossiler Floh aus dem baltischen Bernstein. Schriften der Physikalisch-Ökonomische Gesellschaft zu Königsberg. 51 : 248—259.
- Darsie R. F., Ward R. A. 2005. Identification and Geographical Distribution of the Mosquitoes of North America, North of Mexico. Univ. Press of Florida. 383 p.
- Edwards F. W. 1932. Diptera, fam. Culicidae. Brussels: Desmet-Verteneuil, 258 p. (Genera Insectorum, Fascicle. 194).
- Knight K. L., Stone A. 1977. A catalog of the mosquitoes of the world (Diptera: Culicidae). Thomas Say Foundation. 6 : 1—611.
- Minar J. 1990. Family Culicidae. In: Catalogue of Palaearctic Diptera. Budapest. 2 : 74—113.
- Peus F. 1968. Über die beiden Bernstein-Flöhe (Insecta, Siphonaptera). Paläontologische Zeitschrift. 42 (1/2): 62—72.
- Reinert J. F. 2000. New classification for the composite genus *Aedes* (Diptera: Culicidae: Aedini), elevation of the Ochlerotatus to generic rank, reclassification of the other subgenera, and notes on certain subgenera and species. Journal of the American Mosquito Control Association. 16 (3): 175—188.
- Reinert J. F., Harbach R. E., Kitching I. J. 2004. Phylogeny and classification of Aedini (Diptera: Culicidae) based on morphological characters of all life stages. Zoological Journal of the Linnean Society. 142: 289—368.
- Reinert J. F., Harbach R. E., Kitching I. J. 2006. Phylogeny and classification of *Finlaya* and allied taxa (Diptera: Culicidae: Aedini) based on morphological data from all life stages. Zoological Journal of the Linnean Society. 148: 1—101.
- Reinert J. F., Harbach R. E., Kitching I. J. 2008. Phylogeny and classification of *Ochlerotatus* and allied taxa (Diptera: Culicidae: Aedini) based on morphological data from all life stages. Zoological Journal of the Linnean Society. 153: 29—114.
- Scotese C. R., Golonka J. 1992. PALEOMAP Paleogeographic Atlas, PALEOMAP Progress Report No. 20—0692, Department of Geology, University of Texas at Arlington, Arlington, Texas., 28 maps. 34 p.
- Stone A., Delfinado M. D. 1973. Family Culicidae. A catalog of the Diptera of the Oriental region. Honolulu. I: 266—343.
- Wallace A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Macmillan, London. 503.
- Ward R. A. 1984. Second supplement to «A Catalog of the Mosquitoes of the World» (Diptera: Culicidae). Mosquito Systematics. 16: 227—270.
- Ward R. A. 1992. Third supplement to «A Catalog of the Mosquitoes of the World» (Diptera: Culicidae). Mosquito Systematics. 24: 177—230.
- White G. B. 1980. Family Culicidae. Catalogue of the Diptera of the Afrotropical region. London. 114—148.
- Wilkerson R. C., Linton Y.-M., Fonseca D. M., Schultz T. R., Price D. C., Strickman D. A. 2015. Making Mosquito Taxonomy Useful: A Stable Classification of Tribe Aedini that Balances Utility with Current Knowledge of Evolutionary Relationships. PLoS One. 10 (7).

Mosquito Taxonomic Inventory. <http://mosquito-taxonomic-inventory.info/valid-species-list>  
Scotese C. R. Paleomap Project. [www.cotese.com](http://www.cotese.com).  
Walter Reed Biosystematics Unit (WRBU). <http://mosquitocatalog.org/default.aspx>

THE WAYS OF ORIGIN OF THE NORTHERN PALAEARCTIC BLOODSUCKING  
INSECTS' FAUNA ON THE EXAMPLE OF FLEAS (SIPHONAPTERA),  
MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE) AND BLACK FLIES  
(DIPTERA: SIMULIIDAE)

S. G. Medvedev, A. V. Khalin, S. V. Aibulatov

*Key words:* fleas, mosquitoes, black flies, fauna, Northern Palaearctic, formation patterns, Siphonaptera, Culicidae, Simuliidae.

SUMMARY

The territory of Fennoscandia and northwestern European Russia were released from glacier cover in the upper Pleistocene and had been again settled by bloodsucking insects during the last 11 thousand years. The sources of the formation of the North Palaearctic fauna of such groups of bloodsucking insects as fleas (Siphonaptera), mosquitoes (Culicidae) and black flies (Simuliidae) were different in the post-glacial period. One of them was the fauna of the ancient Mediterranean and southern Europe, others were the faunas of northeastern China and Primorye. The latter two, in their turn, are closely related with palaeo-faunistic centers of Eastern Asiatic subregion of the Palaearctic and Indomalayan realms. Besides, some species and genera of fleas, mosquitoes, and black flies were spreading from the western American subregion of the Nearctic through Beringia.

---